

СРЕДОВЫЕ УСЛОВИЯ (КОРМОВАЯ ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ) И НАСЛЕДОВАНИЕ ПЛОДОВИТОСТИ У ПЕСЦА

С.В. Бекетов, Е.Г. Сергеев

ГНУ Научно-исследовательский институт пушного звероводства и кролиководства
им. В.А. Афанасьева, Московская обл., Раменский р-н, пос. Родники, Россия,
e-mail: serkhan@front.ru

Рассматривается происхождение двух основных пород голубого песца клеточного разведения: *серебристый* и *вуалевый*. Сравниваются межпородные различия в плодовитости в зависимости от экологической приспособленности и кормовой адаптации исходных предковых форм. Обращается внимание на необходимость учитывать потребность отдельных пород пушных зверей в обменной энергии при разведении в специализированных звероводческих хозяйствах.

Ключевые слова: плодовитость, песец *серебристый*, песец *вуалевый*.

Введение

Плодовитость (число живых и мертвых щенков в помете) является одной из важных характеристик продуктивности пушных зверей. Высокие показатели воспроизводства обеспечивают рост объема меховой продукции в зверохозяйствах. Однако наследуемость плодовитости невелика, чем, собственно, и обусловлена ее высокая изменчивость в разные годы. Так, по данным П.Ф. Рокицкого, коэффициент наследуемости плодовитости у домашних животных составляет всего лишь 0,1–0,3 (Рокицкий, 1964).

Аналогично у млекопитающих, обитающих в дикой природе, наблюдается значительная изменчивость количественных признаков, связанных с воспроизводством, в том числе сроков полового созревания, жизнеспособности потомства, материнских качеств самки и плодовитости.

Наблюдаемое варьирование плодовитости во многих случаях видоспецифично (Southwood, 1977). Тем не менее при сравнении популяций одного и того же вида, находящихся в разных экологических условиях, отмечают внутривидовые отличия показателей воспроизводства.

Известно, что плодовитость в большой степени зависит от средовых факторов и прежде всего от кормления. Даже непродолжительный

перекорм или недокорм разводимых в неволе пушных зверей, которым свойственна строгая сезонность в обмене веществ и размножении, отрицательно сказывается не только на их продуктивности, но и на воспроизводительной способности.

В дикой природе фактор кормообеспечения, судя по всему, является определяющим. Так, в южной Швеции проводили исследование по дополнительному прикармливанию обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*), что послужило причиной увеличения числа щенков в пометах (Lindström, 1988). Аналогично Angerbjörn с соавт. (1991) в полевом эксперименте с зимней подкормкой песцов наблюдали увеличение размера помета опытных самок.

По мнению некоторых авторов, в естественных условиях обитания у хищников арктических областей, и прежде всего представителей семейства Canidae, существует адаптивный механизм «саморегуляции» величины помета в зависимости от обеспеченности кормовыми ресурсами. Естественный отбор сформировал способность матерей влиять на величину помета в зависимости от кормообеспечения (Geffen *et al.*, 1996).

Однако механизм подобного регулирования большей частью не известен. Считается, что у самок песца репродуктивного возраста возмож-

ность оплодотворения и размер помета определяются обеспеченностью кормами в зимние и весенние месяцы (Angerbjörn *et al.*, 1991).

В связи с этим песец является, пожалуй, наиболее интересным объектом генетической приспособленности к суровым климатическим условиям Крайнего Севера.

Географическая изменчивость и основные породы голубого песца клеточного разведения

Естественный ареал обитания песца *Alopex lagopus* L. включает высокоширотные районы Нео- и Палеарктики (Ильина, Соболев, 1990). При этом основной цветовой формой в природе является белый песец, гораздо реже встречаются *голубые*, или, как их еще называют, дымчатые песцы, у которых отсутствует резко выраженная сезонная смена окраски меха.

В промышленном разведении песца исходной формой при создании пород и породных типов послужил *голубой* песец, распространение которого на воле неравномерно: на материке один на 2–3 тыс. *белых*, на островах, особенно изолированных, – значительно чаще (Ильина, Кузнецов, 1983).

В начале XX в. удельный вес голубых песцов островных популяций по отношению к белым составлял (%): о. Медный – 100, о. Беринга – 9,5, о. Св. Георгия и Св. Павла – 98,5, о. Кильдин – 50–80 (Милованов, 2001), архипелаг Шпицберген – 50 (Braestrup, 1941), архипелаг Шпицберген и о. Ян-Майен – до 30 (Милованов, 2001), о. Баффинова Земля – менее 5, материковая часть Северной Америки – менее 1 (Nes *et al.*, 1988).

Кроме того, *голубые* песцы характеризуются географической изменчивостью. Так, в зависимости от размера и качественных показателей меха животных (окраски, выраженности вуали, серебристости, длины остевых волос и др.) различают несколько классификаций эколого-географических типов *голубых* песцов (Dathe, Schöps, 1986; Nes *et al.*, 1988).

В частности, немецкие исследователи Н. Dathe, Р. Schöps (1986) выделяют следующие основные типы: 1) песец северных территорий бывшего СССР, или *материковый*, 2) *альяскинский* и 3) *гренландский*.

Материковый песец населяет арктические районы Евразии и характеризуется средним размером тела, средней выраженностью вуали, шелковистым мехом, светлой и частично серебристой окраской.

Аляскинский песец (п-ов Аляска, территории, прилегающие к Гудзонову заливу, п-ов Лабрадор) – крупный по размеру, с сильно выраженной вуалью, мех шелковистый, темного цвета, серебристость слабая. Аляскинский голубой песец имеет относительно длинный остовый волос и выглядит значительно более лохматым, чем гренландский. Окраска спины, головы, лап и хвоста коричневатая или коричнево-серая. Подпушь голубовато-серая, более мягкого тона, чем кроющие волосы (Dathe, Schöps, 1986).

Гренландский песец (о-ва Гренландия, Исландия, Ян-Майен, архипелаг Шпицберген) в дополнение к перечисленным свойствам материкового отличается еще более светлой подпушью, остевые волосы в основном серебристые с нежным, коротким и густым опушением.

Предложенная Н. Dathe и Р. Schöps эколого-географическая типизация песца во многом совпадает с более ранней классификацией А.М. Колосова с соавт. (1961), который в пределах Советского Союза различал три основных подвида: 1) *материковый* или обыкновенный песец (*Alopex lagopus* L.); 2) *шпицбергенский* (*Alopex spitzbergensis* Var.), соответствует гренландскому типу; 3) *командорский* (*Alopex beringensis* Merr.), соответствует аляскинскому типу (Колосов и др., 1961).

Н. Nes с соавторами (1986) также выделяет три эколого-географических типа голубого песца: 1) *локальный*, известный еще под названием «горный песец» (*fjellrev* – норв.); 2) *альяскинский*; 3) *арктический* или *гренландский* (Nes *et al.*, 1988).

К сожалению, описание горного голубого песца, обитающего в северной Фенноскандии от верхней границы распространения лесов до побережья Норвежского моря, не приводится. А вот ареал арктического или гренландского голубого песца помимо уже упоминавшихся островов Северной Атлантики (Dathe, Schöps, 1986) (зона влияния теплого течения Гольфстрим, создающего достаточно благоприятные климатические условия для этих широт (рис. 1))

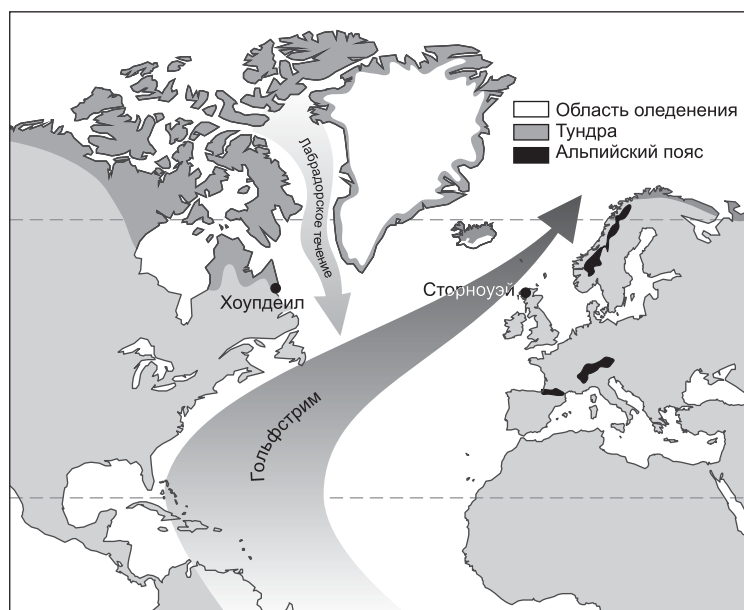


Рис. 1. Зона влияния теплого течения Гольфстрим.

охватывает также холодную акваторию Берингова моря. Однако последнее утверждение кажется более чем сомнительным, так как имеются явные отличия по размеру, окраске и густоте мехового покрова, например, между *исландским* и *командорским* песцом.

Если говорить более конкретно, то в сравнении с песцом о. Медный *исландский* песец – небольшой по размеру, менее плодовит, мех у него короче, гуще и мягче. Зимнее опушение светлее, менее пигментировано, как правило, преобладают белые остевые волосы и светло-голубая подпушь, часто встречается серебристость (Лунд, 1965).

Кроме того, арктические песцы часто бывают гетерозиготными по гену белой окраски и помимо *голубых* дают в потомстве *белых* щенят (*d/d*) (Nes *et al.*, 1988), в отечественной генетической транскрипции (*h/h*) (Ильина, Кузнецов, 1983). У голубых песцов с Командорских островов или островов Прибылова чаще всего это не наблюдается (Ильина, Кузнецов, 1983).

Аляскинский голубой песец согласно N. Nes с соавт. (1988) населяет арктическую область не только Северной Америки, но и Евразии. Несмотря на вариации окраски меха от темно-коричневого до почти черного, *альяскинский* голубой песец в целом характеризуется крупным размером и высокой плодовитостью. Пуховые волосы темно-серые, часто слегка коричнева-

то-серые. Подпушь в основном одного и того же тона по всей длине волос, в то время как у *арктического* песца подпушь имеет более темную голубовато-серую окраску вблизи кожи с осветленной зоной сверху. Остевые волосы *альяскинского* песца длинные, слегка более осветленные по направлению к кончику, но без какой-либо светлой зоны. Мех тусклый по окраске, косматый, грубый, и не такой густой, как у арктического песца (Nes *et al.*, 1988).

В нашей статье мы будем придерживаться классификации, предложенной N. Nes с соавт. (1988) с поправкой на то, что ареал обитания *арктического* (гренландского) голубого песца ограничивается только островной зоной Северной Атлантики, а *альяскинского* включает также Скандинавию и острова Берингова моря.

Впервые промышленное разведение песцов появилось в 1910 г. на Аляске, в 1913 г. – в Норвегии. В Советском Союзе клеточным разведением *голубых* песцов начали заниматься в начале тридцатых годов XX в.

Первоначально на фермах Северной Америки разводили преимущественно *альяскинского* голубого песца, в Норвегии и Финляндии – *гренландского*, в Швеции – того и другого. В России получил распространение *альяскинский* песец, главным образом с о. Кильдин (Баренцево море) и Командорских островов (Берингово море).

Несмотря на то что кольские и командорские песцы были крупного размера, они имели глухой (без серебра) темный цвет опушения с коричневым и буроватым оттенками, с сильно выраженной ватностью и свалинностью волосяного покрова. Особенно резко эти отрицательные качества отмечались у командорского песца.

Тем не менее в 1925–1928 гг. с Командорских островов на материк было вывезено 102 гол. голубого песца, а в последующие 3 года – еще 904 гол., часть из которых передали сначала в питомники (Байкальский, Соловецкий и др.), а затем в организуемые зверосовхозы «Кольский» (Мурманская область) и «Ширшинский» (Архангельская область) (Милованов, 2001).

До середины 1940-х гг. в СССР племенной материал из-за рубежа не поступал. Послевоенный завоз в 1945 г. более светлых немецких и эстонских песцов повлиял на рост серебристости и чистоту окраски отечественных песцов. Животные, доставленные из Германии, имели финское происхождение, эстонские – норвежское. Это были мелкие звери, скорее всего, относящиеся к *арктическому* голубому песцу: не темные, с чистым сиренево-голубоватым оттенком, серебристостью и удовлетворительной структурой опушения. Спаривание с этими песцами, строгая отбраковка и отбор на племя зверей, в наибольшей мере отвечающих желательному типу, позволили сравнительно быстро улучшить качество и окраску большого поголовья совхозных животных (Кузнецов и др., 1959). Во всех зверосовхозах за исключением Салтыковского селекцию по-прежнему вели на темный тон.

Темных голубых песцов командорского происхождения и Советского Заполярья разводили на зверофермах вплоть до начала 1960-х гг. Характерный пример: в эстонских зверосовхозах «Карьякюла» и «Раку» светлые песцы норвежского происхождения, завезенные туда в 1930-е годы, постепенно вытеснялись путем поглотительного скрещивания с российским песцом *аляскинского* типа (Милованов, 2001).

В то время как в нашей стране создавалась порода *серебристых* песцов, в Норвегии на ферме Н. Флоотена была выведена порода *вуалевых* песцов (Ильина, Кузнецов, 1969).

С середины 1950-х гг. в зверосовхозы РСФСР и Советской Прибалтики стали импортировать

вуалевых песцов норвежской селекции, получивших к тому времени широкое распространение (Афанасьев, 1960). *Вуалевый* норвежский песец был создан в результате более чем 20-летней селекционной работы. Первоначально для увеличения размера зверей в 1926–1927 гг. лучших *аляскинских* самок спаривали со специально отловленными голубыми *гренландскими* песцами, отличающимися более нежным и коротким опушением. Звери, полученные в F₁, в большинстве случаев оказались невысокого качества – у подавляющего числа особей были неуравненное опушение и коричневая окраска. Отбором лучших экземпляров и повторными скрещиваниями с *гренландскими* песцами удалось несколько улучшить эти признаки. В дальнейшем полученные помеси скрещивали с дикими песцами Исландии, архипелага Шпицберген и о. Ян-Майен (Dathe, Schöps, 1986). Исландский песец придал блеск волосу, шпицбергенский улучшил структуру опушения, а песец с Ян-Майена – голубизну окраски (Ильина, Кузнецов, 1983).

Высокий спрос на шкурки *вуалевого* песца во многих отечественных зверохозяйствах заставил активно скрещивать его с российским *серебристым* песцом. И это несмотря на то, что помеси почти всех генераций были хуже чистопородных как по чистоте окраски (наличие коричневых оттенков), так и по качеству опушения (неуравненный остевой волос, с удлиненной остью на боках и лопатках) (Дивеева и др., 1977).

Тем не менее темпы гибридизации были так высоки, что возникла угроза утраты поголовья чистопородного российского *серебристого* песца. Вскоре, в 1969 г., после освоения разведения норвежских *вуалевых* песцов в чистоте Научно-технический совет Министерства сельского хозяйства СССР по предложению Г.А. Кузнецова и Е.Д. Ильиной принял решение разделить все популяции клеточного песца на две породы, *серебристую* (отечественную) и *вуалевую* (норвежскую), и в связи с этим прекратить спаривания между ними. Рекомендовалось чистопородное разведение *серебристых* и *вуалевых* песцов с селекцией внутри породы методами индивидуального отбора и подбора.

К этому времени в структуре породы *серебристый* песец, разводимой на российских

зверофермах, выделилось три основных стада (впоследствии внутривидовых типа), получивших названия по наименованиям хозяйств-оригинаторов.

Кольский внутривидовый тип (до 1991 г. использовался термин «заводской») был создан на базе зверосовхоза «Кольский» – одного из старейших в стране. По данным Н.А. Сидорова (1939), песцовая ферма в «Кольском» была сформирована еще в 1934 г. из животных с о. Кильдин и потомков командорских зверей из разных питомников.

Отличительными особенностями зверей *кольского внутривидового типа* являются темная окраска меха, наличие платиновых волос, создающих впечатление серебристости, и длинный волосиный покров (длина ости 72–82 мм) (Колдаева, 1999). Приказом министра сельского хозяйства № 83 от 7 мая 1976 г. звери такой окраски были утверждены в качестве заводского типа *серебристых* песцов под названием «Кольский».

Работа по созданию *салтыковского типа серебристых* песцов (зверосовхоз «Салтыковский» Московской области) велась с середины 1940-х годов. По своим характеристикам он отличался сиренево-голубым оттенком волосиного покрова, серебристостью, коротким остевым волосом (60–61 мм) и удовлетворительной структурой опушения (Каштанов, Кирилушкин, 1999). Особенностью *серебристого песца салтыковского типа* является то, что он был создан на основе арктического песца финского происхождения с последующим скрещиванием с *темными серебристыми песцами* из зверосовхоза «Ширшинский» (Архангельская область) (Милованов, 2001). В настоящее время этот внутривидовый тип утерян.

Начиная с 1956 г. в зверосовхозе «Раисино» (Московская область) приступили к созданию средневолосого *серебристого* песца с выраженной графитной вуалью. Указанное стадо отличалось более ранними и сжатыми сроками гона, что позволяло разводить таких зверей намного южнее Москвы. Исходное поголовье зверохозяйства «Раисино» вело происхождение от песцов зверосовхозов «Салтыковский» и «Ширшинский» (Колдаева, 1999).

В результате в 1999 г. в МСХ РФ был утвержден *раисинский внутривидовый тип серебри-*

стого песца, отличавшийся крупным размером и уравненным волосиным покровом (длина ости 60–65 мм).

В породе вуалевых песцов в зависимости от длины остевых волос выделяют два типа структуры волосиного покрова: коротковолосые (с длиной ости меньше 56 мм) и средневолосые (с длиной ости 56–65 мм).

Материалы и методы

Объектом нашего исследования были две основные породы голубого песца, разводимые в нашей стране: *серебристый* (отечественный) и *вуалевый* (норвежский).

По своему происхождению российский *серебристый* песец относится к аляскинскому типу, по западной номенклатуре его коммерческое название *Tundra blue fox* (Nes et al., 1988).

Согласно инструкции по бонитировке пушных зверей 1976 г. порода *серебристого* песца характеризуется следующими показателями: волосиной покров чистого тона, допускается легкий коричневый налет на брюшке и лапах (Инструкция ..., 1976).

Летнее опушение у него, как и у *аляскинского* песца, несколько темнее зимнего. Серебристость создается неокрашенной зоной основной остевых волос между темными вершинами подпуши и пигментированными кончиками ости, ее интенсивность определяется несколькими генами ($F_1, F_2, F_3...$) (Лунд, 1965; Хронопуло, Шелина, 1971). Платиновые остевые волосы, имеющие депигментированное основание и пигментированную вершину, равномерно распределены по всему туловищу. Подпушь голубая различной интенсивности.

Вуалевые же песцы, несмотря на отсутствие серебристости, в большей степени сходны с животными гренландского типа и именуются *Nordic blue fox* (Nes et al., 1988).

Различия в окраске *вуалевого* и *серебристого* песцов определяются в первую очередь цветом верхнего яруса подпуши: у *вуалевых* она светлая, у *серебристых* – темная (Афанасьев, Перельдик, 1966; Ильина, Кузнецов, 1969). Кроме того, опушение *вуалевых* песцов более короткое, уравненное и отличается меньшей дефектностью, окраска чище и не имеет явно выраженного коричневого оттенка, характерного для *сереб-*

ристых песцов (Колдаева, 1999). У животных этого типа темные окончания кроющих волос на фоне светлой подпуши образуют вуаль.

Мех норвежского *вуалевого* песца очень густой, светло-голубого цвета, без признаков ватности, ость развита хорошо. Окончания остевых волос почти черные с графитно-голубоватым оттенком. Хвост светлый, бледно-голубой.

Серебристость для *вуалевых* песцов является одним из недостатков, который внешне проявляется в том, что неокрашенная часть платиновых волос проявляет себя нежелательным блеском (Дивеева и др., 1974).

Проведенные Т.Г. Новиковой генетические опыты позволили выявить определенное влияние наследственности в формировании серебристости у *вуалевого* песца. Коэффициент наследуемости этого признака у зверей Опытного хозяйства НИИПЗК составил 0,28 ($P > 0,95$), в зверосовхозе «Раисино» – 0,37 ($P > 0,95$).

Немаловажно, что при содержании хищников в условиях звероферм есть возможность получения точных сведений об их плодовитости, причем в зависимости от ряда контролируемых человеком факторов, включая кормление и условия содержания (Большаков, Кубанцев, 1984).

В ходе нашей работы были проанализированы следующие материалы: 1) сводные данные о результатах гона и щенения пушных зверей в зверосовхозах Зверопрома РСФСР за 1979–1987 гг.; 2) качество стад и генофондов пушных зверей в хозяйствах Московской области в 1997–1998 гг. (Сергеев и др., 1999); 3) ежегодные сборники «Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации» за 2001–2008 гг. включительно (Сергеев и др., 2000; Сергеев, Конкина, 2001; Сергеев и др., 2002, 2003, 2005, 2006; Результаты размножения ..., 2004;).

В указанных документах отражены ежегодные сводки по отдельным зверохозяйствам, включая различные хозяйственно важные показатели, в том числе плодовитость. В среднем общее количество исследованных зверохозяйств в 1979–1987 гг. по породе *серебристый* песец составило – 6, *вуалевый* – 22, в 1998–2008 гг. соответственно 9 и 12. При этом соблюдался принцип случайности, поскольку показатели воспроизводства по тому или иному зверохозяйству имели равную вероятность попадания

в анализируемую выборку. Данные по плодовитости включали следующие временные периоды: 1979–1987 гг. и 1998–2008 гг.

В целом к факторам, облегчающим статистический анализ признаков воспроизводительной способности у песцов, следует отнести их многоплодие (средняя плодовитость составляет 8–11 щенков в помете, максимальная до 24) и возможность ранней оценки воспроизводительности потомства (песцы достигают половой зрелости в 9–11 месяцев) (Ильина, 1975).

После того как первичные данные, полученные в результате обработки, были систематизированы и объединены в таблицы, статистический анализ непрерывных случайных величин сводился к проверке гипотезы о равенстве средних двух генеральных совокупностей по двум выборкам с использованием *t*-критерия Стьюдента.

Гипотезу $H_0: \sigma_1^2 = \sigma_2^2 = \sigma^2$ о равенстве дисперсии обеих генеральных совокупностей проверяли, используя статистику S_2^2/S_1^2 (в числителе большая оценка дисперсии), где S_n – стандартное отклонение. Гипотеза H_0 принимается, если:

$$S_2^2/S_1^2 < F_{1-\alpha/2}(n_2-1, n_1-1),$$

где $F_{1-\alpha/2}(n_2-1, n_1-1)$ – квантиль распределения Фишера порядка $1-\alpha/2$ с n_2-1 и n_1-1 степенями свободы.

Все расчеты выполняли с помощью программ Microsoft Excel и STATISTICA (StatSoft).

Результаты и обсуждение

Из всех хищных млекопитающих песец является, пожалуй, одним из самых плодовитых животных. Считается, что наиболее плодовитый *серебристый* песец, его самка дает в среднем 7,8 щенков в помете, *вуалевого* – 6,2 и *помесного* – 7,7 (Ильина, 1963). Позднее Л.В. Милованов (2001) также отмечал, что в целом поголовье *серебристого* песца отличается очень высокими показателями воспроизводства. Даже в условиях изменчивой кормовой базы ежегодно по крупным стадам деловой выход молодняка *серебристого* песца составляет в среднем 10–11 щенков на самку основного стада (Милованов, 2001).

Иными словами, высокая плодовитость *серебристого* песца по сравнению с *вуалевым* стабильна на протяжении десятилетий. Тем не

менее сравнительный статистический анализ показателей воспроизводства у этих двух пород до сих пор не проводился, не указывались и возможные причины установленных различий.

В ходе нашего исследования средняя плодовитость по зверохозяйствам за период с 1979–1987 гг. у *серебристого* песца составила 11,58, у *вуалевого* – 11,21 ($p < 0,01$). Примечательно, что за 10 лет 1998–2008 гг. плодовитость в обеих породах несколько увеличилась и составила у *серебристого* песца – 11,82, у *вуалевого* – 11,31 ($p < 0,01$), и это несмотря на значительное ухудшение кормовой базы, вызванное экономическими причинами в отечественном звероводстве в начале 1990-х гг.

Так как недостаточное или неполноценное кормление в период подготовки к сезону размножения может способствовать развитию меньшего числа фолликулов у самок, а во время беременности – гибели части эмбрионов, мы провели дополнительное групповое сравнение *серебристого* и *вуалевого* песца по плодовитости в тех зверохозяйствах, в которых разводили обе эти породы, т. е. на одном общем фоне кормления.

Так как во всех рассматриваемых примерах (табл. 1, 2) $S_2^2/S_1^2 < F_{1-\alpha/2}(n_2-1, n_1-1)$, гипотеза

о равенстве дисперсий принимается на уровне значимости $\alpha = 0,05$, применение t -статистики правомерно.

В результате были получены следующие данные: с 1979 по 1987 гг. средняя плодовитость *серебристого* песца – 11,65; *вуалевого* – 11,12 ($p < 0,01$) и за период с 1998 по 2008 гг. соответственно 11,90 и 11,48 ($p < 0,05$).

Самостоятельный интерес представляет также рассмотрение конкретных зверохозяйств, где одновременно содержались *серебристая* и *вуалева* породы. Так как в большинстве случаев данные по таким хозяйствам фрагментарны, наиболее полные сведения удалось привести лишь по одному из них – в Опытном хозяйстве НИИПЗК (Московской области). В этом хозяйстве разводили *серебристого* и *вуалевого* песцов, средняя плодовитость первого в 1979–1987 гг. составила – 11,82 и второго – 11,29 ($p < 0,01$). Соответствующие показатели за 1998–2003 гг. – 12,18 и 10,66 ($p < 0,001$) (см. табл. 1 и 2).

Таким образом, как в дикой природе для *арктического* песца в сравнении с *алюскинским* характерна меньшая плодовитость (рис. 2), так и при разведении в неволе для породы *вуалевого* песца по отношению к *серебристому* прослеживается аналогичная тенденция (табл. 1 и 2).

Таблица 1

Средняя плодовитость самок песца *серебристой* и *вуалево* пород по данным зверохозяйств в 1979–1987 гг.

Годы	Сводные данные		На общем фоне кормления		Зверохозяйство «Родники»	
	<i>Серебристая</i>	<i>Вуалева</i>	<i>Серебристая</i>	<i>Вуалева</i>	<i>Серебристая</i>	<i>Вуалева</i>
1979	11,25	10,86	11,25	10,66	11,23	11,27
1980	11,68	10,97	11,68	10,97	12,28	11,58
1981	11,86	11,05	11,86	10,67	11,37	10,87
1982	11,86	11,19	11,86	11,31	11,67	11,28
1983	11,61	11,21	11,61	11,09	12,02	11,11
1984	11,46	11,24	–	–	–	–
1985	11,77	11,47	12,15	11,45	12,10	11,57
1986	11,31	11,50	11,28	11,47	11,98	11,05
1987	11,46	11,41	11,54	11,35	11,88	11,57
$\bar{x} \pm S$	$11,58 \pm 0,228^{**}$	$11,21 \pm 0,223$	$11,65 \pm 0,305^{**}$	$11,12 \pm 0,329$	$11,82 \pm 0,365^{**}$	$11,29 \pm 0,269$
$H_0: \sigma_1^2 = \sigma_2^2 = \sigma^2$	$1,019 < F_{0,975}(8,8)$		$1,080 < F_{0,975}(7,7)$		$1,355 < F_{0,975}(7,7)$	
t -статистика	$t = 3,514, df = 16, p = 0,002880$		$t = 3,359, df = 14, p = 0,004681$		$t = 3,297, df = 14, p = 0,005290$	

Примечание. ** Уровень значимости $p < 0,01$.

Таблица 2

Средняя плодовитость самок песца *серебристой* и *вуалевого* пород по данным зверохозяйств в 1998–2008 гг.

Годы	Сводные данные		На общем фоне кормления		Зверохозяйство «Родники»	
	<i>Серебристая</i>	<i>Вуалевая</i>	<i>Серебристая</i>	<i>Вуалевая</i>	<i>Серебристая</i>	<i>Вуалевая</i>
1998	11,98	11,56	11,98	11,28	12,30	10,40
1999	11,92	11,60	12,58	11,64	12,60	10,50
2000	11,44	10,93	11,44	11,13	12,30	11,20
2001	11,40	10,99	11,71	10,99	12,50	10,70
2002	11,59	11,19	11,59	11,35	11,84	10,72
2003	11,52	11,18	11,55	11,19	11,51	10,42
2004	11,32	11,89	11,48	11,77	–	–
2005	12,02	11,71	11,81	12,16	–	–
2006	12,58	11,55	12,34	11,76	–	–
2007	12,13	10,87	12,29	11,55	–	–
2008	12,07	10,92	12,14	11,48	–	–
$x \pm S$	$11,82 \pm 0,391^{**}$	$11,31 \pm 0,364$	$11,90 \pm 0,390^*$	$11,48 \pm 0,340$	$12,18 \pm 0,418^{***}$	$10,66 \pm 0,299$
$H_0: \sigma_1^2 = \sigma_2^2 = \sigma^2$	$1,073 < F_{0,975}(10,10)$		$1,146 < F_{0,975}(10,10)$		$1,396 < F_{0,975}(5,5)$	
t -статистика	$t = 3,152, df = 20, p = 0,005020$		$t = 2,684, df = 20, p = 0,014268$		$t = 7,240, df = 10, p = 0,000028$	

Примечание. *Уровень значимости $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

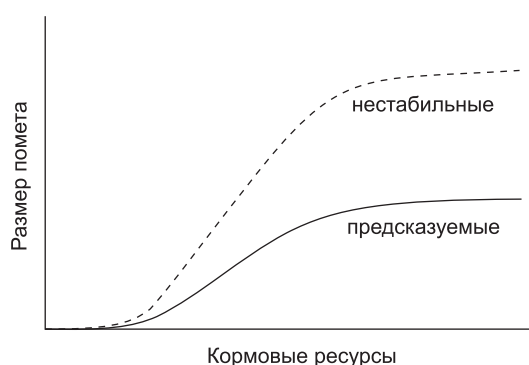


Рис. 2. Концептуальная модель нормы реакции размера помета у песца при нестабильных и предсказуемых кормовых условиях (Tannerfeldt, Angerbjörn, 1998).

Для сравнения средняя величина помета *исландского* песца – 4,2, *шведского* – 6,3.

Эффективным способом выражения изменчивости служит *стандартное отклонение* – S . Эта величина является удобной характеристикой варьирования, так как выражается в тех же единицах, что и *среднее арифметическое*. Согласно полученным результатам, большей изменчивостью характеризуются плодовитость и выход молодняка на основную самку у *се-*

ребристого песца, что вполне объяснимо его происхождением от *альяскинского* песца.

Как исключение некоторое превышение *стандартного отклонения* средней плодовитости *вуалевого* песца над *серебристым* отмечается при сравнении этих пород на общем фоне кормления в 1979–1987 гг. (табл. 1). Отчасти это объясняется тем, что в этот период в некоторых зверохозяйствах с содержанием *серебристого* песца приступили к дополнительному разведению *вуалевого*, а, как известно, на начальном этапе, как правило, наблюдается высокая дисперсия по показателям продуктивности вводимой породы.

В чем же причина наблюдаемых достоверных отличий основных показателей воспроизводства у *серебристого* и *вуалевого* песцов?

Из многочисленных источников хорошо известно, что периодичность колебания численности песцов находится в тесной зависимости от обилия основных кормов. На материковой части тундр почти повсеместно таким кормом для песца служат мышевидные грызуны, в частности лемминги, в меньшей степени полевки. В прибрежных районах и на островах песцы кормятся главным образом на литорали

выбросами моря (рыбой, морскими беспозвоночными, ракообразными, ластоногими и др.) или на птичьих базарах, где они охотятся на колониальных птиц и их птенцов, разоряя кладки (Насимович, Исаков, 1985). Изменение условий существования влекут за собой изменения интенсивности размножения, смертности и как следствие структуры популяции (Формозов, 1935). Например, давно подмечено, что при благоприятных кормовых условиях размеры выводков на Новой Земле и в Большеземельской тундре существенно увеличиваются.

Особенно тесно интенсивность размножения песка связана с состоянием запасов пищи во второй половине зимы и весной. Именно в это время года численность песка определяется числом мышевидных грызунов (Насимович, Исаков, 1985).

С другой стороны, в прибрежной зоне островов северо-восточной Атлантики благодаря влиянию теплого течения Гольфстрим (см. рис. 1) сложился достаточно уникальный в климатическом отношении район с относительно стабильной круглогодичной кормовой базой для песка.

Таким образом, в природе в зависимости от обеспеченности песцов кормовыми ресурсами по параметру «стабильность–неустойчивость» можно выделить две крупные арктические области: с одной стороны, материковую с прибрежными островами, охватывающую Евразию, Берингово море и Северную Америку, с другой, островную североатлантическую. Примечательно, что указанные области территориально совпадают с районами распространения

голубых песцов соответственно *аляскинского* и *гренландского* эколого-географических типов.

Как уже отмечалось выше, на материке и прибрежных островах (области распространения песка аляскинского типа) кормовые ресурсы могут быть экстремально изобильны лишь в течение короткого периода времени или более-менее продолжительно поддерживаться лишь в отдельных районах. Характерный пример – непостоянство кормовых ресурсов песка скандинавских популяций в зависимости от популяционных пиков леммингов (*Lemmus* и *Dicrostonyx*) и полевков (*Clethrionomys* и *Microtus*) (рис. 3), наблюдаемых каждые 3–5 лет (Hansson, Henttonen, 1985; Stenseth, Ims, 1993).

Соответственно динамика популяций песка в «лемминговых ареалах» очень изменчива и в первую очередь определяется численностью грызунов (Macpherson 1969; Hersteinsson *et al.*, 1989). На Ямале в годы низкой численности мышевидных грызунов примерно у 1/5 всех беременных самок песка происходит частичная или полная гибель зародышей. Это побуждает песцов мигрировать в поисках пищи на сотни и даже тысячи километров (Eberhardt, Hanson, 1978; Garratt, Eberhardt, 1987; Angerbjörn *et al.*, 1995).

Напротив, на островах Северной Атлантики (районы распространения гренландского песка) имеются более стабильные кормовые

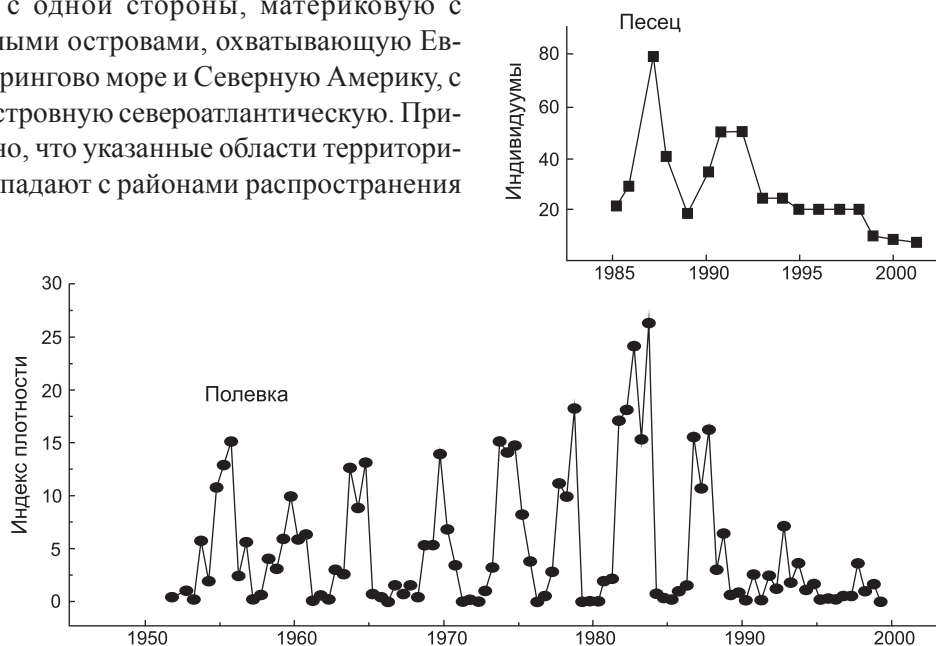


Рис. 3. Изменение численности песка в зависимости от динамики численности красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sund.) в северной Финляндии (по: Ims, Fuglei, 2005).

условия, корм здесь в прибрежной приливно-отливной зоне относительно доступен песцам во все сезоны года, отсутствует сильная изменчивость кормообеспечения по годам (Hersteinsson, Macdonald, 1982; Prestrud, 1992). То есть в сравнении с «лемминговым ареалом» уровень кормовых ресурсов более предсказуем (Hersteinsson, Macdonald, 1996).

Даже во внутренних районах Исландии из грызунов песцам практически круглогодично доступна лесная мышь (*Apodemus sylvaticus*). Незначительные колебания популяций песца наблюдаются лишь в северных и северо-восточных районах острова, вызванные циклической динамикой численности тундряной куропатки (*Lagopus mutus*) (Hersteinsson, 1984).

Сравнение большого числа популяций песца позволило установить, что животные из нестабильных по кормовым ресурсам районов имеют большее число плацентарных пятен в рогах матки у самок и характеризуются лучшей жизнеспособностью щенков, в то время как ни в одном из многочисленных наблюдений потомства «нелеммингового ареала» число детенышей не превышало 10–12 (Tannerfeldt, Angerbjörn, 1998). В приуральской тундре среднее число щенков в выводке песца 6, максимум 19 (Насимович, Исаков, 1985).

Заключение

В 1946 г. Н.И. Калабухов высказал гипотезу, согласно которой все разнообразные приспособительные реакции животных на воздействие среды сводятся прежде всего к поддержанию энергетического баланса организма.

В частности, повышение уровня таких форм продуктивности пушных зверей, как плодовитость, должно сопровождаться значительными физиологическими изменениями, в частности увеличением теплопродукции. Это предъясняет повышенные требования к терморегуляции, так как пушные животные в зверохозяйствах, как правило, не изолированы от воздействия высоких и низких температур.

То есть приняв за основную характеристику приспособленности животного его энергетический баланс, можно провести связь между уровнем кормообеспеченности самок песцов, температурой окружающей среды и индиви-

дуальными особенностями организма на изменчивость плодовитости. Например, одной из адаптаций песцов к неустойчивой кормовой базе можно считать их способность к накоплению жировых запасов.

Таким образом, в ходе проведенной работы подтверждаются данные зарубежных исследователей о том, что ограниченность или стабильность кормовых ресурсов определяет межпопуляционные различия по величине среднего размера помета. Причем этот показатель в процессе микроэволюции проявляет себя в виде генетически закрепленной адаптации.

В свою очередь эффективность селекции во многом зависит от характера наследственной обусловленности признака, его изменчивости под влиянием внешних условий и наследуемости (Дубинин, Глембоцкий, 1967).

Плодовитость животных является одним из наиболее консервативных хозяйственно полезных признаков. Фактически установлено, что массовый отбор по плодовитости, широко применяющийся в звероводстве, дает небольшой эффект. С другой стороны, если бы плодовитость не была наследственно обусловленной, селекция на отбор племенного молодняка от наиболее продуктивных самок вряд ли дала бы реальные результаты. Достаточно сравнить средние данные по плодовитости за 1979–1987 и 1998–2008 гг. (табл. 1 и 2).

В природе пушные звери имеют большое число географических разновидностей, отличающихся по размеру тела, качеству и окраске опушения, плодовитости. Уже в первые годы разведения пушных зверей на фермах большое распространение получило скрещивание различных географических типов с целью сочетания более крупных размеров или высокой плодовитости одного типа с хорошими качествами меха другого.

Поэтому при разведении на зверофермах серебристых и вуалевых песцов необходимо учитывать особенности их эколого-географического происхождения.

Литература

- Афанасьев В.А. Норвежский голубой песец // Кролиководство и звероводство. 1960. № 5. С. 42–43.
Афанасьев В.А., Перельдик Н.Ш. Клеточное пушное звероводство. М.: Колос, 1966. 399 с.

- Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Половая структура популяций и ее динамика. М.: Наука, 1984. 232 с.
- Дивеева Г.М., Новикова Г.Г., Шелина Н.П., Владимирова Н.В. Зависимость между живым весом и развитием признаков опушения у вуалевых песцов // Науч. тр. НИИПЗК. 1977. Т. XVI. С. 149–151.
- Дивеева Г.М., Яковенко А.В., Новикова Т.Г. и др. Генетика зональности окраски подпуши вуалевых песцов // Науч. тр. НИИПЗК. 1974. Т. XIII. С. 44–49.
- Дубинин Н.П., Глембоцкий Я.Л. Генетика популяций и селекция. М.: Наука, 1967. 487 с.
- Ильина Е.Д. Звероводство. М.: Сельхозиздат, 1963. 423 с.
- Ильина Е.Д. Звероводство. М.: Колос, 1975. 288 с.
- Ильина Е.Д., Кузнецов Г.А. Основы генетики и селекции пушных зверей. М.: Колос, 1969. 279 с.
- Ильина Е.Д., Кузнецов Г.А. Основы генетики и селекции пушных зверей. М.: Колос, 1983. 280 с.
- Ильина Е.Д., Соболев А.Д. Звероводство. М.: Агропромиздат, 1990. 272 с.
- Инструкция по бонитировке пушных зверей. М.: МСХ РСФСР, 1976.
- Каштанов С.Н., Кирилушкин К.И. Салтыковский серебристый песец // Кролиководство и звероводство. 1999. № 4 С. 14–15.
- Колдаева Е.М. Селекционное достижение – раисинский серебристый песец // Кролиководство и звероводство. 1999. № 2. С. 7–8.
- Колосов А.М., Лавров И.П., Наумов С.П. Биология промысловых зверей СССР. М.: Высш. шк., 1961. 378 с.
- Кузнецов Г.А., Погодин М.С., Шурмухина Е.Т. О результатах скрещивания норвежских песцов с местными // Кролиководство и звероводство. 1959. № 4. С. 33–39.
- Лунд А. Расы пушных зверей, принадлежащих к различным родам // Руководство по разведению животных. Т. III. Породы. Книга вторая. Породы свиней, овец, коз, птицы, кроликов и пушных зверей. М.: Колос, 1965. С. 377–393.
- Милованов Л.В. Клеточный голубой песец // Кролиководство и звероводство. 2001. № 2. С. 15–18.
- Насимович А.А., Исаков Ю.А. Песец, лисица, енотовидная собака. М.: Наука, 1985. 160 с.
- Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2004 г. М., 2004. Вып. 6. 27 с.
- Сергеев Е.Г., Федорова О.И., Кузнецов Г.А. Качество стада и генофондов пушных зверей в хозяйствах Московской области в 1997–1998 гг. М., 1999. Вып. 2. 44 с.
- Сергеев Е.Г., Федорова О.И., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2000 г. М., 2000. Вып. 2. 27 с.
- Сергеев Е.Г., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2001 г. М., 2001. Вып. 3. 14 с.
- Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2002 г. М., 2002. Вып. 4. 27 с.
- Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2003 г. М., 2003. Вып. 5. 26 с.
- Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2005 г. М., 2005. Вып. 7. 36 с.
- Сергеев Е.Г., Конкина В.В., Балаш С.Л. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2006 г. М., 2006. Вып. 8. 42 с.
- Сидоров Н.А. Кольский зверосовхоз – участник ВСХВ // Кролиководство и звероводство. 1939. № 9. С. 7–9.
- Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Вышэйш. шк., 1974. 448 с.
- Рокицкий П.Ф. Селекция сельскохозяйственных животных и наследуемость признаков // Вопросы генетики и селекции. Минск: Вышэйш. шк., 1964.
- Формозов А.Н. Колебание численности промысловых животных. М.; Л.: КОИЗ, 1935. 108 с.
- Хронопуро Н.П., Шелина Н.П. Современное состояние песцеводства // Науч. тр. НИИПЗК. 1971. Т. X. С. 5–21.
- Angerbjörn A., Arvidson B., Norén E., Strömberg L. The effect of winter food on the reproduction in the arctic fox, *Alopex lagopus*: a field experiment // J. Anim. Ecol. 1991. V. 60. Issue 2. P. 705–714.
- Angerbjörn A., Tannerfeldt M., Bjärvall A. *et al.* Dynamics of the arctic fox population in Sweden // Ann. Zool. Fenn. 1995. V. 32. № 1. P. 55–68.
- Braestrup F.W. A study on the arctic fox in Greenland, immigrations, fluctuations in numbers based mainly on trading statistics // Meddelelser om Grønland. 1941. Bd. 131. S. 1–101.
- Dathe H., Schöps P. Pelztieratlas. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1986. 324 s.
- Eberhardt L.E., Hanson W.C. Long distance movements of arctic foxes tagged in Northern Alaska // Canad. Field-Nat. 1978. V. 92. P. 386–389.
- Garrott R.A., Eberhardt L.E. Arctic fox // Wild furbearer management and conservation in North America / Eds M. Novak, J.A. Baker, M.E. Obbard, B. Malloch. Toronto: Ontario Trappers Association, 1987. P. 394–406.
- Geffen E., Gittleman J.L., Luh H.K. *et al.* Size, life-history traits, and social organization in the canidae: a reevaluation // Amer. Nat. 1996. V. 147. № 1. P. 140–160.

- Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover // *Oecologia*. 1985. V. 67. № 3. P. 394–402.
- Hersteinsson P., Macdonald D.W. Some comparisons between red and arctic foxes, *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*, as revealed by radiotracking // *Symp. of the Zool. Soc. London*. 1982. V. 49. P. 259–289.
- Hersteinsson P. The behavioural ecology of the arctic fox (*Alopex lagopus*) in Iceland. PhD thesis. University of Oxford. Oxford. Great Britain, 1984. 286 p.
- Hersteinsson P., Angersbjörn A., Frafjord K., Kaikusalo A. The arctic fox in Fennoscandia and Iceland: management problems // *Biol. Conservation*. 1989. V. 49. № 1. P. 67–81.
- Hersteinsson P., Macdonald D.W. Diet of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Iceland // *J. of Zool.* 1996. V. 240. P. 457–474.
- Ims R.A., Fuglei E. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change // *Bio-Science*. 2005. V. 55. № 4. P. 311–322.
- Lindström E. Reproductive effort in the red fox, *Vulpes vulpes*, and future supply of a fluctuating prey // *Oikos*. 1988. V. 52. № 1. P. 115–119.
- Macpherson A.H. The dynamics of Canadian arctic fox populations // *Canad. Wildlife Serv. Rep. Ser.* 1969. Ser. № 8. P. 1–52.
- Nes N., Einarsson E.J., Lohi O., Jørgensen G. Beautiful Fur Animals – and their Colour Genetics. Hillerød: Scientifur, 1988. 270 p.
- Prestrud P. Food habits and observations of the hunting behaviour of arctic foxes, *Alopex lagopus*, in Svalbard // *Canad. Field-Nat.* 1992. V. 106. P. 225–236.
- Southwood T.R.E. Habitat, the templet for ecological strategies? // *J. Anim. Ecol.* 1977. V. 46. P. 337–365.
- Stenseth N.C., Ims R.A. Population dynamics of lemmings: temporal and spatial variation – an introduction // *The Biology of Lemmings*. London: Acad. Press, 1993. P. 61–96.
- Strand O., Linnell J.D.C., Krogstad S., Landa A. Dietary and reproductive responses of arctic foxes to changes in small rodent abundance // *Arctic*. 1999. V. 52. № 3. P. 272–278.
- Tannerfeldt M., Angerbjörn A. Fluctuating resources and the evolution of litter size in the arctic fox // *Oikos*. 1998. V. 83. № 3. P. 545–559.

**ENVIRONMENTAL CONDITIONS (FOOD SUPPLY)
AND INHERITANCE OF REPRODUCTIVE SUCCESS IN THE BLUE FOX
(*ALOPEX LAGOPUS* LINNAEUS, 1758)**

S.V. Beketov, E.G. Sergeev

V.A. Afanasyev Institute of Fur-Bearing Animals and Rabbits, Russian Academy
of Agricultural Sciences, Moscow, Russia, e-mail: serkhan@front.ru;

Summary

The origin of two major domestic breeds of blue fox (*Tundra blue fox* and *Nordic blue fox*) is considered. Interbreed differences in polar fox fertility are compared with regard to the ecological fitness and fodder adaptation of ancestral forms. Attention is focused on the necessity to take into account the energy demand of particular fur-bearing animal breeds kept at fur farms.

Key words: fertility, *Tundra blue fox*, *Nordic blue fox*.